ADANSONIA, ser. 2, 12 (4) : 531-538, 1972.

SUR LES CORRÉLATIONS INTRALAMINAIRES DU *CISSUS ANTARCTICA* VENT.

par Ngolo DIARRA et Gérard CUSSET

RÉSUMÉ : Étude quantitative des corrélations existant entre les différents éléments constitutifs du limbe (« domaties » incluses). Mise en évidence de phénomènes basipètes cumulatifs d'inhibition.

SUMMARY: Some quantitative data about correlations between components of the blade (including " domatia "). Basipetally-acting inhibitions are emphasized.

Ces dernières années, l'étude de l'architecture du limbe des Dicotylédones a amené à un véritable renouvellement du sujet. Il n'est plus possible, actuellement, de conserver l'antique et superficielle distinction en feuilles simples, lobées et composées, mais l'on doit reconnaître l'existence de plusieur mécanismes agissant au cours de plusieurs cycles évolutifs successifs et attribuer à la quasi-totalité des feuilles « simples » une structure métamérique (CUSSET 1964, 1969, 1970, ..., GUÉDÈS 1968, ...). Le moment semble venu d'aborder l'examen quantitatif des rapports que contractent entre eux les différents territoires constituants d'un limbe unique. Quels phénomènes de dépendance réciproque les affectent-ils? Cet article, dans l'exemple du *Cissus antarctica* Vent., est une première tentative de réponse.

MATÉRIEL ET MÉTHODES :

A partir d'un pied de *Cissus antarctica* de provenance horticole, nous avons réalisé, par bouturage, un clone végétatif. Les divers exemplaires ont, volontairement, été placés dans des conditions mésologiques variées, allant d'une croissance sub-optimale en serre, sous éclairage physiologique (tubes Gro-lux Wide Spectrum), jusqu'à la quasi inanition de la culture sur eau en éclairement faible, ce qui nous a permis, pour des plantes à génotype identique, de tester la plasticité phénologique de ce clone. Dans l'exposé de nos résultats, nous ne ferons aucune distinction entre plantes ayant crû en milieux dissemblables, tenant à mettre en évidence les seuls phénomènes liés au génotype, quelle que soit l'amplitude phénotypique.

Nous pouvons, cependant, remarquer que nous nous plaçons là dans les conditions les plus difficiles pour l'étude d'éventuelles corrélations, et qui doivent, *a priori*, abaisser notablement les coefficients de corrélation.

La feuille du *Cissus antarctica* Vent., du point de vue morphologique, est constituée de cinq territoires accolés : un médian, distal, deux latéraux et deux basaux. Chacun de ces territoires (qui regroupe lui-même un certain nombre de métamères, au sens de CUSSET, 1970) peut être assimilé à un article foliaire, semblable aux segments foliaires du *Cissus sterculifolia* (F. Muell.) Planch., qui est étroitement apparenté à l'espèce que nous étudions. La nervation est très simple, craspédodrome, et très apparente; le territoire médian possède, autour de sa nervure médiane A_1, des nervures secondaires A_2, les territoires latéraux et basaux, des nervures secondaires B_2 et C_2 du seul côté proximal de leur nervure médiane respective, B_1 et C_1.

Par ailleurs, une des caractéristiques du *Cissus antarctica* Vent. est l'existence de « domaties » ou « glandes » (Drüsen de SUESSENGUTH, 1953), aux aisselles des nervures A_2, B_2 et C_2, à la page inférieure de la feuille. Notons que dans quelques clones horticoles, couramment rencontrés chez les fleuristes de la Région parisienne, ces « domaties » sont extrêmement réduites et ne se voient qu'en coupes sériées, au microscope. Bien entendu, nous avons évité de choisir pour point de départ un tel clone. Ces formations, comme leurs homologues dans bien d'autres plantes, appartiennent à l'architecture même de la feuille (SCHNELL et CUSSET 1968, notamment) et n'ont rien à voir avec des formations provoquées secondairement sous une influence externe quelle qu'elle soit. Nous aurons donc à en tenir compte en étudiant les corrélations entre les différents constituants laminaires.

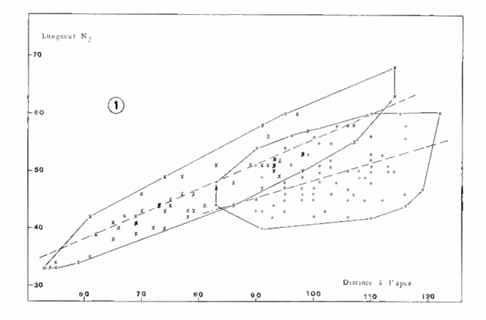
Les mesures ont toutes été effectuées sur des feuilles ayant atteint leur taille adulte, pour permettre des comparaisons directes; la dimension des nervures a été prise en suivant fidèlement leurs courbures, au demeurant peu marquées. Les « domaties » ont été dessinées à la chambre claire, et les mesures effectuées directement sur les dessins, en unités arbitraires.

Du point de vue mathématique, nous avons utilisé la méthode classique de calcul des coefficients de corrélation, à partir des écarts quadratiques. Il s'en suit des calculs simples, mais fort volumineux, que nous ne pouvons songer à reproduire ici. Leur exactitude a été garantie par l'emploi systématique d'une machine à calculer. Il convient de préciser que nous avons toujours considéré assez de couples de mesures pour que la validité statistique de nos résultats ne fasse pas de doute, c'est-à-dire un nombre supérieur à 40 (compris entre 82 et 63 selon les cas), sauf pour le coefficient concernant les territoires basaux où nous ne disposions que de 27 couples de mesures, en raison du nombre très faible de leurs nervures secondaires.

RÉSULTATS D'ORDRE STATISTIQUE :

Nous allons d'abord considérer la taille des nervures A_2 par rapport à la distance qui sépare leur « insertion » sur la nervure médiane A_1 de l'apex foliaire, qui est, évidemment, celui du territoire médian.

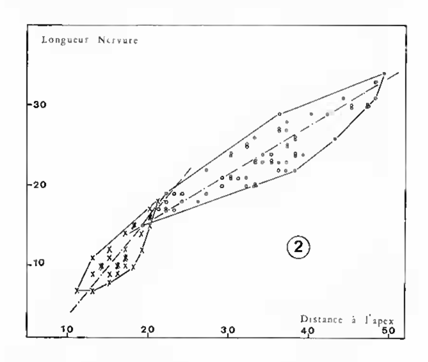
Nous constatons que sur le graphe représentatif (graphe 1) les « points » (figurés par des croix) représentant les couples de valeurs se répartissent suivant une ellipse fortement allongée, et qu'il semble exister une corrélation positive forte entre ces données. Effectivement, le calcul statistique nous fournit, dans ce cas, un coefficient de corrélation égal à 0,92 ce qui est très significatif.



Si, maintenant, nous portons sur le même graphe 1 la longueur des nervures B_1 en fonction de la distance de leur « insertion » sur A_1 jusqu'à l'apex de la feuille (couples de valeurs représentées par des points), les faits se compliquent. En considérant seulement les mesures concernant les nervures B_1, on voit qu'elles se groupent sensiblement selon une ellipse assez arrondie, qui traduit une corrélation positive moins forte que dans le cas précédent. Effectivement, le coefficient de corrélation calculé est égal à 0,52 — ce qui est significatif pour l'effectif de population que nous étudions. Si nous envisageons simultanément les nervures A_2 et B_1, la courbe reliant les points figurant les couples extrêmes de valeurs observées ne revêt que de très loin l'allure d'une ellipse unique. En effet, le coefficient de corrélation global n'est que de 0,29 — ce qui n'est pas significatif, surtout tenu compte de l'importance numérique de l'échantillon en cause. Les nervures B_1 ne peuvent donc pas être rangées dans la même catégorie que le nervures A_2, bien qu'à première vue elles aient une position homologue.

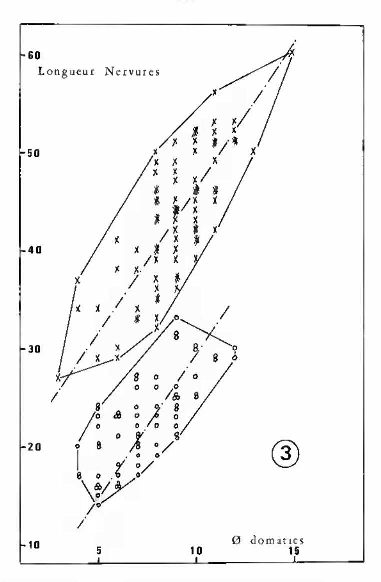
Par ailleurs, retenons dès à présent que les grands axes des ellipses représentatives ne sont pas de même pente.

Considérons, à présent, la taille des nervures B_2 par rapport à la distance qui les sépare de l'apex de leur territoire (celui de la nervure B_1).



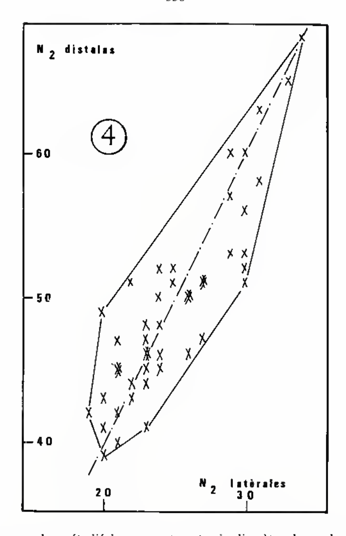
On voit que sur le graphe 2 les points représentatifs des couples de valeurs se répartissent étroitement autour d'une droite; statistiquement, leur coefficient de corrélation est égal à 0,92 c'est-à-dire hautement significatif. Il existe donc une relation linéaire entre les valeurs étudiées. En effectuant des mesures homologues pour les territoires basaux, ce qui revient à comparer la taille des nervures C_2 avec la distance de leur « insertion » à l'apex de C_1, on constate graphiquement que les « points » représentatifs (figurés par des croix sur le graphe 2) sont groupés selon une ellipse assez étroite, ce qui est confirmé par un coefficient de corrélation de 0,67 — nettement significatif.

On ne manquera pas de remarquer sur le graphe 2 que les droites autour desquelles s'ordonnent les points correspondant aux territoires latéraux et basaux n'ont pas la même pente. En se reportant au graphe 1, où les croix expriment les mêmes données pour le territoire distal, il est notoire que les pentes de ces droites deviennent de plus en plus fortes de



l'extrémité distale de la feuille jusque vers sa base. Il y a là un point important pour l'interprétation des phénomènes en cause et dont nous aurons à reparler.

En ce qui concerne les « domaties », la valeur que nous avons choisi de retenir est leur diamètre maximum. Il nous a paru que c'est la mesure la moins délicate à obtenir, car il est souvent difficile de définir exactement où commence la « domatie » et où s'achèvent les tissus nervuraires axillants.



Nous avons donc étudié les rapports entre le diamètre des « domaties » et la longueur de la nervure secondaire qui les axille. C'est ainsi que les « domaties » du territoire médian, de part et d'autre de la nervure A_1, seront comparées à la taille des nervures A_2, et les domaties des territoires latéraux aux nervures B_2. Le graphe 3 regroupe, figurées par des croix, les couples de valeurs relatives au territoire distal, et représentées par des points celles relatives aux territoires latéraux. Nous voyons, graphiquement, que ces deux groupes de valeurs sont nettement distincts et correspondent à deux ellipses semblablement orientées. Les coefficients de corrélation calculés donnent respectivement des valeurs de 0,71 et de 0,75, hautement significatives. Il est important de noter que les grands axes de ces ellipses

représentatives sont parallèles; ce n'est pas là le fait du hasard et ce résultat ne sera pas négligeable lorsque nous interpréterons les données.

En dernier lieu, il nous a paru intéressant d'examiner les rapports éventuels entre la plus basale des nervures A_2 et la plus basale des nervures B_2, c'est-à-dire des nervures homologues dans l'interprétation de la feuille comme formée de territoires différents que nous adoptons, et d'ordre différent et non homologues dans l'interprétation classique de l'architecture foliaire. Leurs tailles sont en relation linéaire étroite (coefficient de corrélation de 0,86), ce qui se remarque également sur le graphe 4.

INTERPRÉTATIONS :

Les résultats quantitatifs précédents nous ont servi de support pour l'élaboration de quelques interprétations d'ordre morphologique.

Il est, tout d'abord, remarquable de constater que les diverses couples de mesures étudiés sont corrélées positivement de façon très nette, à l'exception de celles relatives aux rapports entre les nervures A_2 et B_1. Cela signifie qu'il existe entre ces données des relations d'interaction linéaires, et donc particulièrement simples. Par exemple, les nervures latérales du territoire médian sont d'autant plus grandes qu'elles sont plus éloignées de l'apex foliaire. Autrement dit, tout se passe comme si cet apex de la feuille exerçait sur les nervures latérales de son territoire une inhibition directement proportionnelle à la distance qui le sépare de leurs bases. Cette influence inhibitrice de l'apex foliaire avait déjà été mise en évidence (CUSSET, 1964, CUSSET et VILLIERS, 1968) pour des Passifloracées et pour le *Begonia vitichotoma* Hort. Elle a été retrouvée, de façon expérimentale, sur le *Paulownia tomentosa* H. Bn. (JEUNE, 1971) et une étude mathématique détaillée de la croissance du limbe de *Nicotiana tabacum* L. en est la preuve (JÉRÉMIE, inédit).

Quant aux nervures B_1, même d'un simple point de vue quantitatif, elles ne peuvent être assimilées aux nervures A_2 auxquelles elles ne correspondent d'ailleurs pas, dans notre interprétation de l'architecture foliaire qui trouve là une bonne confirmation. A distance égale du sommet de la feuille, elles sont beaucoup plus courtes que les véritables nervures latérales A_2. Il nous semble que l'on doit considérer cet accroissement de l'inhibition émanant de la région distale, non comme dû à une structure particulière de ces nervures — nous n'en n'avons pas rencontrée —, mais comme répondant à un renforcement de l'action du sommet de la feuille par une action, en direction basipète, propre aux nervures A_2 elles-mêmes, et probablement due à leurs apex.

Si maintenant nous examinons de quelle façon les apex respectifs des territoires distal, latéraux et basaux inhibent leurs nervures latérales respectives, nous constatons que cette inhibition est de plus en plus forte quand on se dirige vers la base de la feuille, ce qui se traduit, si l'on superpose les graphes 1 et 2 par une pente de plus en plus accusée du grand axe des ellipses cernant les couples de valeurs étudiés. Ce fait ne prend sa pleine signification qu'en le rapprochant de ce qui précède. Nous voyons, en effet,

dans les deux cas, se superposer deux systèmes de corrélations. Il existe dans chaque territoire des relations mutuelles de dépendance des éléments latéraux envers les éléments distaux, mais aussi un système général de corrélations, plus complexe qu'un simple gradient, reliant entre eux les différents territoires. Des influences inhibitrices émanent de chaque territoire, semblant se cumuler de façon basipète pour inhiber, d'une façon globale les territoires sous-jacents. Cette action se traduit, probablement, de manière spectaculaire dans la très forte réduction de la moitié distale des territoires inférieurs, la plus proche des ensembles supérieurs inhibiteurs.

Un autre point de ce travail réside en l'examen que nous avons fait de la taille des « domaties » axillaires. Le graphe 3 nous a montré qu'elle est étroitement corrélée à celle des nervures latérales qui leur correspondent. Là encore, nous voyons une confirmation de ce que nous avions estimé, pour le *Begonia vitichotoma* Hort. par exemple, que ces « domaties » sont des éléments constitutifs du limbe, non inclus dans la lame édifiée par l'hyperfoliarisation. Par ailleurs on ne manquera pas de noter que la taille de ces « domaties » semble moins affectée que celle des nervures latérales qui leur correspondent par les inhibitions que nous avons décrites. Peut-être leur position hors du plan même du limbe leur permet-elle d'y échapper en partie.

Enfin, et dans le souci d'une étude microchirurgicale, il nous semble intéressant d'avoir mis en évidence une étroite corrélation entre les tailles de nervures homologues de territoires différents. Outre une confirmation de ce que nous pensons de l'architecture foliaire, nous possédons là, du point de vue statistique, de précieux témoins permettant de savoir, en cas d'ablation du sommet de la feuille, quelle aurait été en l'absence d'expérimentation la taille des nervures latérales du territoire distal opéré.

Références bibliographiques

Cusset, G. — A propos des nectaires extra-floraux. Thèse 3e Cycle, 210 p., ronéo, Paris (1964).

— Article « Feuille », in Encyclopaedia Universalis, Paris (1969).

— Remarques sur des feuilles de Dicotylédones, Boissiera **16** : 1-210 (1969 paru 1970).

Cusset, G. et Villiers, J. F. — Proliférations foliaires et architecture du limbe chez un Begonia. Mém. Soc. Bot. Fr. 7-16 (1969).

Guédès, M. — Contribution à la morphologie du phyllome. La Cellule **67** : 343-365 (1968 paru 1969).

Jeune, B. — Observations et expérimentation sur les feuilles juvéniles du *Paulownia tomentosa* H. Bn. Bull. Soc. Bot. Fr., sous presse (1972).

Schnell, R. et Cusset, G. — L'aspect morphologique des « acarodomaties » et la question des aisselles de nervures. Rev. Gén. Bot., **75** : 53-54 (1968).

Suessenguth, K. — *Vitaceae* in die natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, **20** d : 174-398 (1953).